植 物 分 类 学 报 34(4):376～396(1996)
Acta Phytotaxonomica Sinica

山毛榉科植物的起源和地理分布*

李建强
(中国科学院武汉植物研究所,武汉 430074)

THE ORIGIN AND DISTRIBUTION OF THE FAMILY FAGACEAE

Li Jian-qiang
(*Wuhan Institute of Botany, Academia Sinica*, Wuhan 430074)

Abstract On the basis of unity of the phylogeny and the process of dispersal in plants, the origin and distribution of the fagaceous plants are discussed. For some important problems about the systematics of Fagaceae, the author proposes his point of views. The main conclusions are as follows:

The distribution pattern of genera: The living genera of Fagaceae are divided into four disjunct distribution patterns, i. e. , 1. The genus of disjunct distribution between tropical Asia and tropical Central America: *Trigonobalanus*. 2. The genera of disjunct distribution between Asia and west of North America: *Lithocarpus*, *Castanopsis*. 3. The genera of disjunct distribution between Eurasia and North America: *Castanea*, *Fagus*. 4. The genus of disjunct distribution between Eurasia, North Africa and America: *Quercus*.

The distribution of species: Based on Takhtajan's opinion of phytochoria, about 880 living species of six genera in this family occur in 11 regions of three kingdoms. Among them, both genera and species are most abundant in the East Asian Region (5 genera, 261 species) and the Southeast Asian Region (4 genera, 283 species). Of living species, 541 are regionally endemic elements (excluding endemic species of *Quercus* in America, see Table 1), namely 61% of the total. In America and Europe, endemic species are mostly of neoendemic nature because about 95% of them come from the advanced subgenus *Quercus*, however, those in Malaysia, Southeast Asian and East Asian Regions are of paleo-endemic nature. There are six genera, 320 species, about 40 subspecies and varieties in China. Southwest and south China are most abundant in species and Yunnan province is the richest in both genera and species (6 genera, about 176 species).

---

* 国家自然科学基金资助重大课题。
1994-11-14 收稿,1996-02-04 收到最后修改稿。

Distribution patterns of the Fagaceae: As known at present, there are two distribution centres of the floristic region. Southern East Asia to northern Southeast Asia is determined as the main distribution centre, where occur not only the majority of genera and species, but also the primitive and advanced forms of genera and species; and southern Madrean to Caribbean region (Southwest U S A, Mexico, Central America) is the secondary distribution centre, where over half of the total species of the advanced genus *Quercus* are distributed, but of the other genera of Fagaceae, only one species is known occurring in Madrean and Caribbean Regions.

The place of origin: In tropical and subtropical regions, the evergreen fagaceous plants have several flushes a year. Northern Fagaceae are usually presumed to have a single flush, but in Nebraska of the United States, five deciduous species of *Quercus* were also observed to have as many as five flushes during a wet summer. It could be assumed as atavism if it is found in the deciduous oaks and should be used as evidence that the fagaceous plants originated from the tropical region. And both the primitive and advanced genera of Fagaceae, including the primitive infrageneric taxa (for example, *Lithocarpus* elegans, and the subgenus *Cyclobalanopsis* of *Quercus*) are mainly distributed in south and southwest China and north Indochina. Additionally, the living primitive genera of Hamamelidaceae which is usually considered phylogenetically closely related to Fagaceae are mainly distributed in above-mentioned region. So it is quite possible that in the region the tropical mountains with a dry season is the birth place not only for Hamamelidaceae but also for Fagaceae.

The time of origin: Nothofagaceae is recently treated as a sister group of Fagaceae. Its pollen, a kind of very distinct type(exine echinulate) occurred from the early Campanian of the upper Cretaceous, and the characteristic Castaneoid Tricolpoloenites Pollen are found from the Santonia and Santonia Campania. So the original time of Fagaceae can be probably determined at the early period of the upper Cretaceous.

The routes of dispersal: The land bridges were very important to the distribution of fagaceous plants in upper Cretaceous and early Paleocene. When the climate and geographical conditions were very convenient, the fagaceous plants developed and distributed rapidly. From the original locality they entered America mainly by two routes: The plants of *Trigonobalanus*、*Lithocarpus* and *Castanopsis* were possibly distributed via Eurasia-Greenland-bridges (including many nowsunken islands in Atlantic Ocean) to America. The *Lithocarpus* fossils found from the Paleocene of Europe and Eocene of the North America confirms the presence of this dispersal route. But the deciduous oaks in the North America came from the East Asia via Bering-land-bridge. From North America, they extended to Central and South America.

The formation of the modern distribution pattern and reasons for this formation might be concluded as follows. The modern distribution pattern of living fagaceous plants is due to the results of continental drift, the glaciation effect, and biological characters of plants them-

selves. For example, the plants of *Lithocarpus*, *Castanopsis* and *Trigonobalanus* had been extensively distributed in Eurasia and America before the Pleiocene. The diminution and disappearance of their distribution region was mainly the results of the southward removal of the equatorial belt after the Oligocene and the glaciation effect in the Quaterary. The fossil evidence shows that the *Lithocarpus* plants disappeared during the period of Pleiocene in Europe. The delay of the life history cycle is also an important fact affecting the formation of the distribution region especially for the most plants of *Lithocarpus* and *Castanopsis* whose fruits mature in the autumn of the second year.

Finally, based on the synthetic data, a discussion about the possible evolutionary relationships within the Fagaceae is presented.

Key words Fagaceae; Origin; Distribution

摘要 本文根据植物类群系统发育与地理分布统一的原理,讨论了山毛榉科植物起源和地理分布。划定了该科植物的分布区类型。确认东亚和东南亚区为该科植物的分布中心;而马德雷区南部和加勒比区则是该科的次生分布区中心。提出了马来西亚区、东亚区和东南亚区的多数特有种带有古特有植物种性质的观点。认为山毛榉科植物可能起源于中国南部、西南部和中南半岛北部的季节性干旱热带山地森林中,它们起源的时间很可能在晚白垩纪早期。山毛榉科植物进入北美洲的迁移路线主要有两条,即从起源地经欧亚大陆、格陵兰群岛进入北美洲,及经欧亚大陆、白令陆桥进入北美洲。南美洲的山毛榉科植物则是从北美洲经中美洲迁移过去的。山毛榉科植物的现代分布格局是由三方面因素形成的,即大陆漂移形成的海陆相应位置的变化,渐新世以后开始的赤道带的向南迁移和第四纪以来冰期与间冰期多次交替出现,以及山毛榉科植物自身的生物学特性和对于环境的适应能力。在综合各类资料的基础上,讨论了山毛榉科属间的系统演化关系。

关键词 山毛榉科;起源;地理分布

山毛榉科植物是北半球森林植被的重要组成成分。自 De Candolle (1968)提出第一个山毛榉科分类系统至今 127 年间,有 12 位植物系统学家提出了各自的分类系统(Jenkins, 1993; Nixon *et al.*, 1989; Jones, 1986)。系统学家争议的问题在于:1. 如何划分亚科?2. 壳斗来源于叶性器官还是轴性器官? 3. 南水青冈属 *Nothofagus* 作为一个独立的科南水青冈科 Nothofagaceae 是否成立? 4. *Chrysolepis*、*Cyclobalanopsis*、*Formanodendron*、*Colombobalanus* 作为属一级分类单元是否成立? 5. 如何确定山毛榉科的原始类群?

在山毛榉科亚科的划分上,作者同意 Jones (1986)的观点,即山毛榉科由 4 个亚科组成。Jenkins (1993)在其分类系统中用族(tribe)取代亚科(subfamily)等级。关于壳斗的起源目前有两种学说,一种是二歧聚伞花序学说(Dichasium Theory),另一种是花被片学说(Perianth Theory)。前者认为,壳斗起源于不育花的花柄和不育的小花序轴,因而为轴性器官的复合体(Fey *et al.*, 1983; Forman, 1964a; Brett, 1964);后者认为壳斗是三裂的外轮花被片和外果皮的复合体,因而是叶性器官(Jenkins, 1993)。上述两种学说均缺少直接的证据,即壳斗的形态发生学证据。作者倾向于支持壳斗是轴性器官复合体的观点。

南水青冈属与山毛榉科其它属的区别是相当明显的,如花粉形状,长球形,4～9 萌发孔,上壁具刺(Praglowski, 1982);染色体数目,2n=26 (Armstrong *et al.*, 1965);雄花着生在一无柄或具短柄的 1～3 朵花的聚伞花序上,雌性聚伞花序上中央花存在;花药先端

具短尖头，常具腺体；木射线 1～2 细胞宽，木纤维具单纹孔(Shimaji，1962)；单珠被(Poole，1952)；叶缘具重锯齿和具腺体的毛被(Jones，1986)。主张将南水青冈放在山毛榉科的学者则认为：壳斗才是山毛榉科区别于其它科的最根本的标准(Jenkins，1993；Soepadmo，1972)。笔者支持将南水青冈属提升为科的处理(Kuprianova，1962)，因此，本文采取狭义山毛榉科的概念分析其地理分布。

1　科的分布

全世界山毛榉科植物有 6 属，约 880 种，间断分布于欧亚大陆和美洲大陆(图 1)，其分布格局与胡桃科(路安民，1982)桦木科(陈之端，1994)十分相似，均为北温带科，差别在于山毛榉科植物在热带亚洲有广泛的分布，有 4 属，约 160 种，(Soepadmo，1972)。在欧洲，分布区的北界位于北纬 60°的卑尔根(Bergen)和圣彼得堡(St. Peterbury)(Axelrod，1983)。在亚洲，分布区的北界位于北纬 56°的萨哈林岛(库页岛)。在北美洲，分布区的北界位于北纬 50°加拿大南部的温尼伯湖区(Axelrod，1983)，而分布区的南缘位于南纬 10°的新几内亚岛南端的莫尔兹比港。在南美洲，分布区仅限于赤道一侧的哥伦比亚的安地斯山区。山毛榉科植物还从欧洲经地中海沿岸分布到了非洲北部的阿尔及尔和摩洛哥的最北端，非洲、南美洲的绝大部分地区以及大洋洲没有山毛榉科植物的记载。

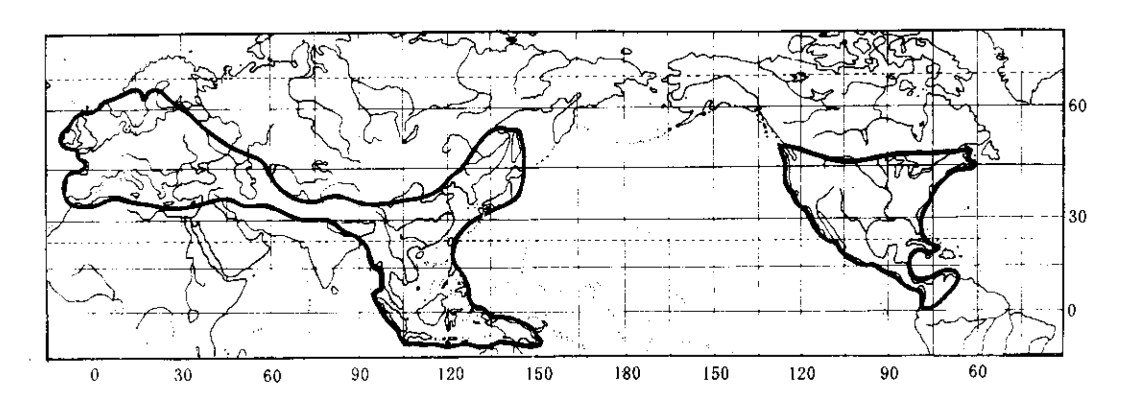


图 1　山毛榉科植物的地理分布
Fig. 1　Distribution of the Fagaceae (redrawn from soepadmo, 1972, excl. voth of agus)

2　属的系统位置及分布式样

2.1　柯属 Lithocarpus Bl.　是现存山毛榉科植物中最原始的属。分布区从尼泊尔、不丹、孟加拉国、印度东北部向东北经中国西藏东南部，黄河以南最北端到韩国南部及日本南部的九州岛(北纬 32°)，向东南经缅甸、泰国、中南半岛、大巽他群岛、菲律宾群岛到新几内亚岛，大约位于北纬 35°，南纬 10°，东经 85°～150°；仅一种 (*L. densiflorus*)分布在美国西南部的加利佛尼亚州和俄勒冈州西南部，而形成了现在的亚洲东南部与北美洲西南部的间断分布格局(图 2)。柯属共 279 种，马来西亚、大巽他群岛、菲律宾群岛共 104 种(Soepadmo，1972)，其中马来西亚、加里曼丹岛几乎集中了该区域内 75％的种类(共 77 种)。中国有 122 种，1 亚种，14 个变种(含台湾 14 种)，其中绝大多数种分布在中国南部和

西南部(云南69种,广东36种,广西38种)。中南半岛64种。印度东北部、东喜马拉雅山区、泰国、缅甸共29种。日本、韩国共1种。统计资料表明,柯属植物的现代分布中心位于东南亚区和马来西亚区。柯属至今还没有一个比较好的属下分类系统,Barnett(1944)曾将东亚的柯属植物221种分成5个组(section),12个群(group),但他未讨论属下等级的演化关系。Camus(1952~1954)在其编写的柯属植物专著中将该属279种植物(不含存疑种)分成14个亚属,并且讨论了柯属的演化问题。但上述两个分类系统均未被现代的分类学家所采用,(黄成就等,1982;Soepadmo,1972; Forman, 1964a, 1964b)。

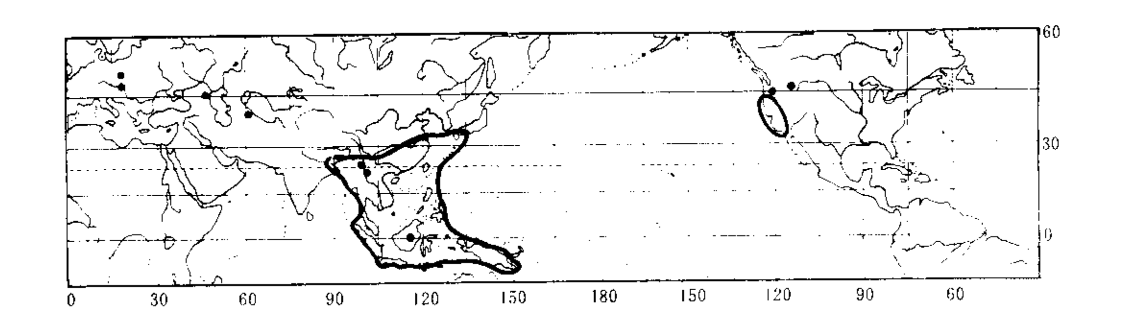


图2 柯属的现代分布和化石分布

Fig. 2 Modern distribution and fossil localities of the genus *Lithocarpus* (fossil localities shown in solid dots.)

柯属的原始种类秀丽柯 *L. elegans* (Bl.)Hatus ex Soepadmo 是一个广布种,从尼泊尔、不丹、印度东北部、孟加拉(吉大港)、缅甸经中南半岛、苏门答腊岛、马来西亚半岛、爪哇岛到加里曼丹岛。秀丽柯曾作为穗花柯 *L. spicata* 的一个变种处理(Camus, 1952~1954)。穗花柯共有8个变种,分布区从印度东北部、东喜马拉雅山区、尼泊尔、锡金、不丹、缅甸、泰国、越南、老挝、中国云南南部、马来西亚半岛和大巽他群岛。秀丽柯及近缘种的原始性状表现在叶全缘,花序轴粗壮,分为雄性花序,雌雄同花序(androgynous),或稀为混生(mixed)花序三类。雄花序极多分支,雄花(3)7~15(24)朵聚生;雌雄同花序时,雌花常位于花序轴下部;混生花序时,雄花和雌花混杂着生(Kaul *et al.*, 1984);雌花(3)5~7(~10)朵聚生,有退化雄蕊。在上述原始性状中,混生花序被认为是山毛榉科从金缕梅科的已绝灭的祖先类群衍生和演化过程中保留下来的原始状态。由混生花序演化成雌、雄同花序,再演化成雌、雄花序分离,最后演化到雌雄异株(栎属的部分种类)。*L. elegans* 是柯属植物中分布最广的一个种的事实从另一方面说明了它的原始性。笔者赞成 Soepadomo (1972)和 Kaul & Abbe (1984)提出的"秀丽柯是柯属乃至于山毛榉科最原始类群"的观点。十分有趣的是,柯属与胡桃科的最原始属黄杞属 *Engelhardia* 的分布格局十分相似。黄杞属虽然仅分布在亚洲,但它在美洲有两个替代属(路安民,1982),而柯属也有一个种间断分布在美国西南部太平洋沿岸(加利福尼亚州和俄勒冈州西南部)。从柯属的分布还可以看出,菲律宾群岛具有较高的特有性,总共19个种中,有13种为特有种,6种和大巽他群岛共有。台湾含柯属植物14种,5种和大陆共有,具9个特有种,加里曼丹岛有50种,其中有23个特有种,而泰国西部和马来西亚半岛有40种,仅8个特有种。由此可以看出岛屿的隔离作用在柯属物种形成上起着重要的作用。此外,还可以看出我国台湾与大陆的

联系比台湾与菲律宾群岛的联系(没有共有种)要密切得多。显然,菲律宾与大巽他群岛有更近的亲缘(有 6 个共有种),它们的物种在陆地上的直接交流延续到了更新世。

柯属的大化石证据较少,最早的叶化石发现于欧洲 Gelinden 古新世地层中(Saport *et al.*, 1878)(图 2,图 7)。匈牙利渐新世(Andreansky, 1966),亚洲的哈萨克斯坦(无年代;Takhtajan, 1982)也发现了柯属植物化石。Walther & Kvacek (1989)对欧洲第三纪山毛榉科植物叶化石材料进行了气孔、角质层形态和结构的比较研究,确认发现于德国东部渐新世地层中的柯属化石植物种 *L. saxonicus* 是欧洲最早的叶化石记录。北美的化石种 *L. klamathensis* 发现于太平洋西北部地层中(LaMotte, 1952);其叶和壳斗化石还存在于美国内华达州始新世地层中(Axelrod, 1966)以及加利福尼亚州早始新世晚期的 Chalk Bloffs 植物群中(Axelrod, 1983);我国云南景谷(渐新世)地层中也发现了柯属叶化石。此外,Muller (1964) 曾报道了加里曼丹岛第三纪时期的柯属植物花粉化石(Soepadmo, 1972)。

2.2　锥属 Castanopsis D. Don　是柯属的近缘属。分布区与柯属十分相似,即亚洲与北美西部间断分布,但锥属较柯属分布到了更北的地域,即在亚洲伸延到了整个韩国和日本除北海道以外的所有地区(图 3)。锥属与柯属的根本差别在于前者为二歧聚伞状花序壳斗(dichasium-cupule, 每壳斗内含 3 朵雌花),后者为花壳斗(flower-cupule,每壳斗内仅含一朵花)。该属共 127 种,其中中国 63 种,2 变种(云南 43 种,广东 20 种,广西 27 种,贵州 19 种,海南 13 种,台湾 9 种),中南半岛 52 种,马来西亚、大巽他群岛、加里曼丹岛和新几内亚岛和菲律宾群岛共 34 种(加里曼丹岛 21 种,马来西亚半岛 18 种)。印度东北部、尼泊尔、不丹、缅甸、泰国共 23 种,韩国、日本共 1 种。仅 *C. chrysophylla* 间断分布在美国加利福尼亚州、华盛顿州和俄勒冈州。与柯属一样,锥属至今还没有一个多数分类学家认可的属下分类系统。Camus(1929)曾将锥属 110 种植物分成三个组,锥组 Sect. Castanopsis 共 80 种,几乎覆盖了整个锥属的分布区范围。该组植物壳斗壁较薄,外面具尖刺或为小尖头,每壳斗有 1～3 枚坚果,果脐小。假柯组 Sect. Pseudopasania 仅 4 种(南亚和东亚各 2 种)。该组植物壳斗极小,外被鳞片或小尖头,每壳斗具 1 枚坚果。丽果组 Sect. Callaeocarpus 26 种,主要分布在东南亚地区。该组植物壳斗壁厚,极坚硬,外具尖刺或鳞片,每壳斗有 1～3 枚坚果,果脐很大。大致上,该属可分为两大类,其中原始的类群每壳斗内含有 3

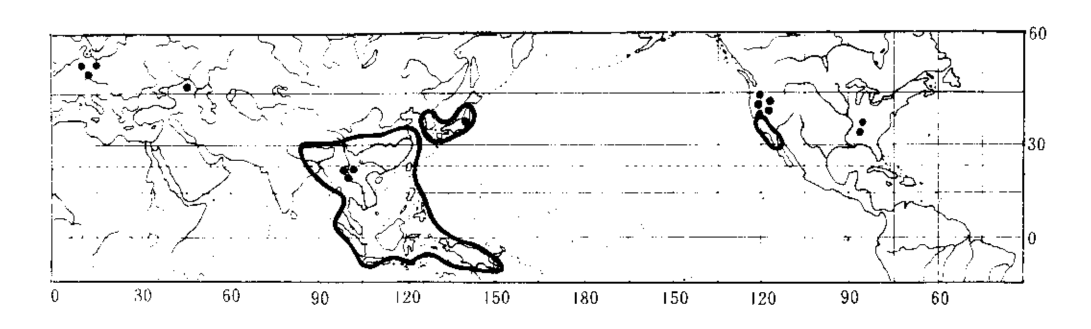


图 3　锥属的现代分布和化石分布
Fig. 3　Modern distribution and fossil localities of the genus *Castanopsis*
(fossil localities shown in solid dots.)

枚(稀可更多)果实,该群植物主要分布在苏门答腊岛、加里曼丹岛和马来西亚半岛(14)种,中南半岛(10 种)和中国(10 种)。另一类群每一壳斗内仅含一枚果实,另外二枚果实败育了。上述统计资料说明,东南亚和马来西亚区也是锥属的现代分布中心和分化中心。

笔者认为将金鳞果属 *Chrysolepis* 作为一个单种属放在栗亚科是不妥的。金鳞果属与锥属中的部分类群,每壳斗内均有 3 枚果实,二者差别仅仅在于前者的雌花之间具 2 枚内裂瓣(inner valves)。内裂瓣与壳斗是分离的,而且它的纵切面观(子房的横切面)和近轴端为多层细胞组成的长方形结构,其远轴端则为数枚鳞片包围的顶芽结构。如果将壳斗看作花序轴顶端的一种变态构造,将内裂瓣看作是壳斗内的雌花序轴演化过程中形成的不育的枝,这样就可以将金鳞果属看作锥属演化过程中的一个原始阶段,即由每壳斗 3 朵雌花,具 2 枚内裂瓣→雌花间不具内裂瓣→每壳斗仅 1 朵雌花。

在欧洲第三纪,最早的而又是可信赖的大化石证据是 *C. salinarum* 和 *C. pytamidata* 的果实化石以及化石属 *Castanoxylon* Navale 的大化石材料(Kvacek *et al.*,1989);叶化石则位于北美(始新世)(Wolfe, 1968),亚洲格鲁吉亚(中新世)(Takhtajan,1982),日本本州北部(中新世),我国云南腾冲、临沧(中新世)、四川德昌(上新世)的地层中。在美国田纳西州西部的 Buchanan 古新世-始新世地层中也发现了与锥属近缘的化石种 *Caxtanopsoidea columbiana* Crepet & Nixon 的雌性花序和花粉化石(Crepet *et al.*, 1989)(图 3,图 7)。

2.3 栗属 Castanea Mill. 是锥属的近缘属,花柱 6(~9),子房 6~9 室,雌花序着生在雄性柔荑花序的基部,果实当年成熟,落叶。在欧亚大陆,分布区为中国黑龙江省西部(北纬 50°),南界为我国广东省北部(北纬 23°);在北美,分布区的北端为加拿大南部的安大略(约北纬 50°),南端为美国东南部的佛罗里达洲(图 4)。该属共 7 种,其中北美东部 2 种(Johnson, 1988),中国 3 种,日本、韩国共 1 种,欧洲南部,非洲北部和西亚共 1 种。

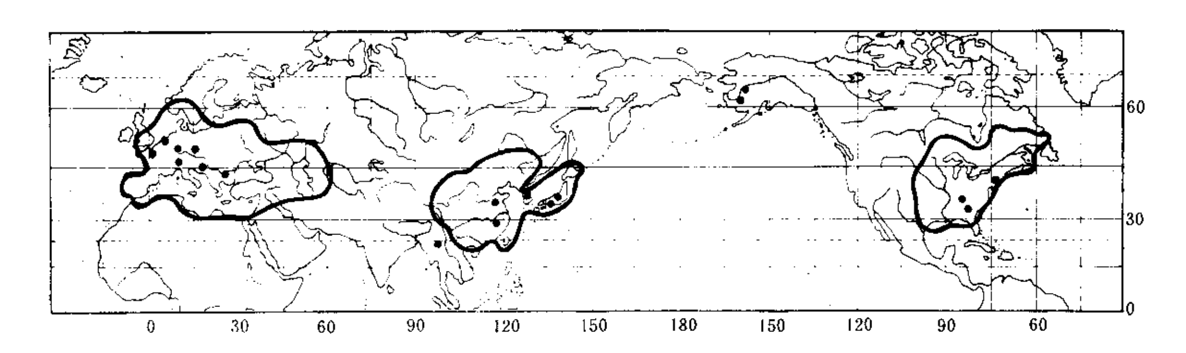


图 4 栗属的现代分布和化石分布

Fig. 4 Modern distribution and fossil localities of the genus *Castanea* (fossil localities shown in solid dots.)

栗属分 3 个组。栗组 Section Castanea 每壳斗内 3 枚果实,中央的一枚果实宽与长相等或宽大于长,果实常具显著的喙,该组的种类几乎覆盖了该属的整个分布区。Balanocastanon 组每壳斗内一枚(稀 2 枚)果实,果实的长大于宽,通常具喙。该组仅限于分布在美国的东部。锥栗组 Section Hypocastanon Dode, 每壳斗内一枚果实,果实长大于宽,无喙,先端具短尖头。本组仅一种锥栗(*C. henryi* Rehd. et Wils.),分布于我国秦岭以南的广大山区。从上述资料可以发现,栗属植物在其演化过程中经历了壳斗内雌花数目减少的过

程,广域分布的组可能代表了原始的类群,而狭域分布的组则为衍生的特化的类群。

栗属植物在第三纪始新世时曾分布到了格陵兰,阿拉斯加,北美西部(La Motte,1952)以及栗属植物现在已不复存在的其它地区,如中国云南南部和越南北部(Camus,1929)。在栗属植物现代分布区内,也发现了大量的大化石标本。最早而可靠的是在美国哥伦比亚始新世地层中发现的化石种 *Castanea claibornebses* 的叶化石(Berry, 1916)和在美国田纳西州始新世中期地层中发现的栗属植物花序、壳斗、叶片和花粉化石(Jones, 1984; Crepet *et al.*, 1980)。此外,在美国怀俄明州始新世地层中也有栗属植物化石记录。在亚洲,日本、韩国、中国东部(山东、浙江)和云南从渐新世到中新世也有栗属植物的化石记录(Hu *et al.*, 1940)。在欧洲,德国以及欧洲地中海沿岸都有栗属植物的化石记录(Kvacek *et al.*,1989)(图 4,图 7)。栗属、水青冈属和栎属植物在始新世到中新世时几乎分布到了整个北半球,与栎属和水青冈属不同的是,在经历了第四纪冰期的反复影响之后,栗属植物不能适应干旱和寒冷的气候条件而局限分布在亚热带与暖温带湿润的气候环境中,这是栗属植物现在只能分布到北美西部和北部以及亚洲西部和欧亚大陆北部的主要原因。

柯属、锥属和栗属之间具有极密切的亲缘关系以至于组成了分类学家公认的不可分割的栗亚科 Subfam. Castaneoideae。锥属中的 Castanopsis fissa 群,共 4 种,是联系柯属和锥属的中间类型,而锥属曾被放在栗属之中(Prantl, 1894)。

从微化石记录来看,三个属的花粉是不易区分的,统称栗类三沟粉(Castaneoid Tricolpollenites type),它位于荷兰晚白垩纪早开普期和加拿大西部的桑托开普期地层中,这是目前发现的最早的山毛榉科花粉化石。与这类花粉相近的还有栗粉属 *Cupuliferted*,其中的小栗粉 *C. pusillus* 曾分布在美国加利福尼亚州晚白垩纪 Maestrichtian 期地层中(Chmura,1973),并在欧洲晚古新世和早始新世地层中也发现了该种植物的花粉(Gruas-Cavagnetto,1978; Kedves,1978)。在我国,从晚白垩纪至早第三纪古新世到上新世有着丰富的栗粉属化石记录,共 5 种,分布区包括南海北部(孙湘君等,1981),广东南海县,广西宁明、昌墩、上思(王伟铭, 1993)到辽宁盘山的广大地区。类似的还有西里拉粉属 3 种,其中的大西里拉粉 *Cyrillaceae pollenites megaexactus*,在欧洲中第三纪较丰富,在我国则分布在从广西(王伟铭, 1993)、南海北部(孙湘君等,1981)、江苏到辽宁、新疆早第三纪古新世到渐新世至始新世地层中,而菱形西里拉粉 *C. rhomboius* 分布在广东南海晚白垩纪-早第三纪时期(宋之琛等,1986)。

化石记录的分布表明,栗亚科在晚白垩纪桑托期到中新世在北半球的分布区较现代要广得多,其分布的北界位于荷兰(北纬 53°)和加拿大乔治太子城(北纬 55°)。栗亚科作为山毛榉科起源最早的一支,原始的柯属和锥属起源的时间至少在晚白垩纪桑托期之前,它们与胡桃科的黄杞属一样,极可能是起源于中国云南南部以及中南半岛北部季节性干旱的热带山区森林中。柯属和锥属起源于一个共同的祖先,但前者因内外裂瓣合生形成了 3 枚单花的壳斗,后者经相邻的两枚内裂瓣中的一枚减化消失,形成了一个具有内裂瓣的每壳斗具 3 朵雌花的聚伞花序壳斗(如 *Castanopsis chrysophylla*)。栗属是锥属向北迁移的过程中演化出来的适应温带气候条件的一支。已知的化石证据表明柯属和锥属现代分布区较其化石分布点向南移了约 20°。除自身的生物学特征之外,柯属、锥属分布区

的南移是由于渐新世以后开始的赤道带的向南迁移以及更新世时期北半球冰盖的影响。寒冷的气候使得原来喜温耐热的柯属、锥属植物在北纬 35°以北的地区逐步绝灭，使得原来是连续的分布区出现了间断。

2.4　三棱栎属 Trigonobalanus Forman　是现存山毛榉科植物中较原始的属。分布区从我国云南南部(澜沧，孟连，西盟和勐腊等县)、泰国清迈北部(*T. doichangensis*) 到马来西亚半岛和加里曼丹岛和苏拉威西岛(*T. verticillata*)；另一种(*T. excelsa*)间断分布于南美洲的哥伦比亚西部(图 5)。

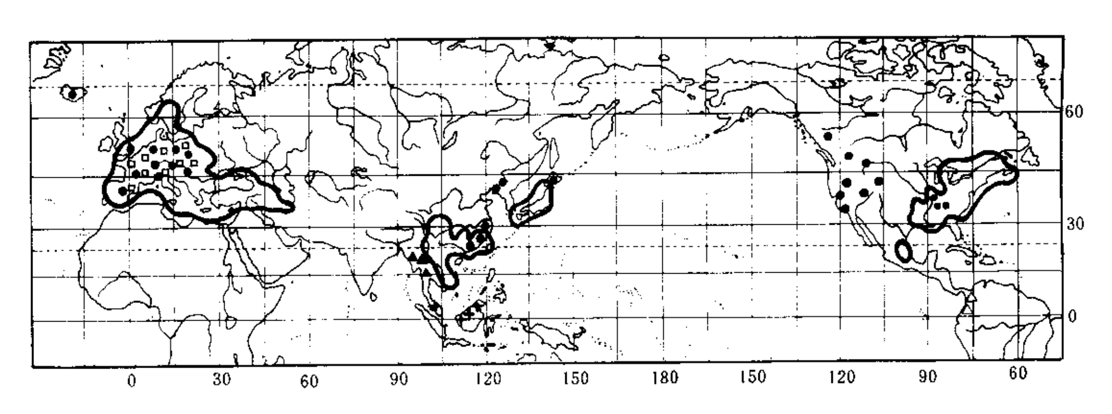


图 5　水青冈属和三棱栎属的现代分布和化石分布

Fig. 5　Modern distribution and fossil localities of the genus *Fagus* (solid line circle, fossil localities shown in solid dots.) and *Trigonobalanus* (*T. doichangensis*, shown in solid trigons; *T. verticillata*, shown in crisscrosses; *T. excelsa*, shown in trigons; fossil localities of *Trigonobalanopsis exacantha* and *T. rhamnoides*, shown in squares; , *Trigonobalanoidea americana*, shown in solid square.)

三棱栎属是 Forman 1962 年从栎属中分出来的一个属。三棱栎属子叶出土萌发，壳斗成裂瓣状开裂，每壳斗内有(1～) 3～7(～15)枚果实，雌性花序分支，果实三棱形，染色体数目 x＝22(Hou, 1971)而与栎属有显著差别。

Nixon 和 Crepet(1989)主张将原三棱栎属的三个种提升为三个单种属，并认为这三个种不是一个单系发生群。性状分析表明，*Formanodendron* 属和 *Colombobalanus* 属之间几乎没有明显的花部、果部的特征可将二者分开；三棱栎属和上述两个属的差别则较明显：叶轮生，具叶柄间托叶，壳斗在轴上排列方式为对生或轮生，雄性花序直立，虫媒花。作者不同意 Nixon 等提出的三棱栎属三个种不是一个单系发生群的观点，并认为将三棱栎属分成三个单种属的证据还不充分，所以，仍采用了广义的三棱栎属的概念(Jenkins, 1993; Brummitt, 1992; Soepadmo, 1972; Forman, 1964a)。

最早的可靠的三棱栎属果实化石发现于美国田纳西州古新世-始新世地层中(Crepet *et al.*, 1989)，此外，在欧洲始新世以及北美渐新世地层中也发现了三棱栎属植物化石(图 5)。上述证据暗示出在始新世时，欧洲和美洲之间确实有陆桥存在。*Trigonobalanopsis* 是由三棱栎属化石种 *T. exacantha* 重新组合建立的一个新的化石属，共两种，位于欧洲晚始新世到上新世地层中。该属"壳斗内具 1～2 枚插生于 3～4 枚紧密相连的裂瓣之间的果实"，而与三棱栎属不同(Kvacek *et al.*, 1989)。

从现存三棱栎属的三个种来分析，分布于马来西亚、加里曼丹岛的 *T. verticillata* 是

原始的类型(壳斗对生或轮生，叶轮生，具叶柄间托叶，花单性同株，不同序或同序，雄性花序轴直立，虫媒花)，而分布在中国云南、泰国以及南美哥伦比亚的另两个种是特化的类群(壳斗互生，叶互生，不具托叶，花单性同株，不同序，雄性花序轴下垂，风媒花)。

2.5 栎属 Quercus L. 是山毛榉科特化程度最高的属(花单性，雌雄同株或异株，雄花中无退化雌蕊，雌花中通常不具退化雄蕊，雄花排成下垂的柔荑花序，风媒花，雌花单生或排成穗状花序，果实当年成熟)。在欧亚大陆上，栎属分布的最北端位于挪威和瑞典南部(大约北纬 60°)，向南几乎遍布整个欧洲及英伦三岛，并经地中海沿岸伸展到了非洲北部的摩洛哥和阿尔及尔的最北部地区，向东南经西亚、蒙古、中国、日本、韩国及朝鲜，向南经尼泊尔、不丹、印度东北部、缅甸、泰国和中南半岛经菲律宾群岛到大巽他群岛、其最南端位于爪哇岛(约南纬 8°)；在美洲从加拿大的东南部直到中美洲，仅一个种分布到了南美的安第斯山脉(Crepet *et al.*, 1989)(图 6)。非洲中部和南部，新几内亚岛、澳大利亚及太平洋岛屿尚无栎属植物记录。

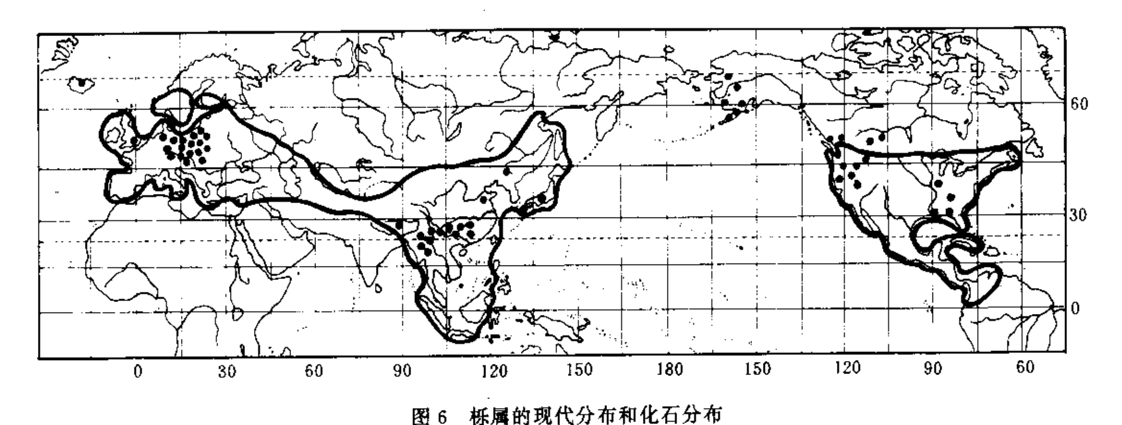


图 6 栎属的现代分布和化石分布

Fig. 6 Modern distribution and fossil localities of the genus *Quercus* (fossil localities shown in solid dots.)

栎属曾被分成 4 个不同的属(Schworz, 1936)或 2 个属(徐永椿等，1979；Brett, 1964; Schottky, 1912)，或 4 个亚属(Tutin, 1964)或 3 个亚属(Elias, 1971)，作者赞同 Camus (1954～1935)的观点，将栎属分成 2 个亚属，共约 450 种。青冈亚属 subgen *Cyclobalanopsis* 仅限分布于东南亚地区的亚热带到热带山区森林中，共 134 种，是栎属较原始的类群(常绿乔木，叶片革质，全缘或边缘有锯齿)。分布区从日本南部的本州、韩国、中国长江以南地区(稀可分布到秦岭南坡，如 *Q. fargesii*)、中南半岛；经印度东北部、缅甸、泰国、马来西亚半岛、加里曼丹岛、苏门答腊岛到其分布区的最南端爪哇岛。其中中国南部和西南部(广东、云南 共 55 种)，以及中南半岛(40 种)是青冈亚属的现代分布区中心，而马来西亚半岛、大巽他群岛仅有 19 种。青冈亚属的原始类群是分布在加里曼丹岛北部的 *Q. pseudoverticillata*(叶全缘，雌花序多花)(Soepodmo, 1972)。栎亚属约 316 种，占据着栎属整个分布区中除泰国南部、苏门答腊岛、爪哇岛和加里曼丹岛之外的广大地区。从种的分布格局(表 1)可以清楚地看出北美和中美洲是栎亚属分布相对集中的地区，而中南半岛则为栎亚属分布区的南缘(仅 4 种)。栎亚属中的高山栎类(常绿或半常绿灌木，叶革质、全缘或先端有锯齿)分布热带、亚热带到暖温带高山地区，是该亚属中的原始类群。该

群植物包括短鳞组 Section Brachylepides 以中国横断山为分布中心的 11 种，以地中海为分布中心的 3 种(*Quercus suber*，*Q. ilex* 和 *Q. coccifera*)和中、北美洲分布的 Protobalnus 组约 130－150 种。上述三个地区分布的高山栎类均源于泰国北部、云南南部和西南部。起源之后沿地中海沿岸扩散到现代地中海地区直到北美的马德雷区(周浙昆，私人通信)。而 Axelrod(1975)则认为马德雷区和中国横断山地区的高山栎类均起源于现代的地中海区。

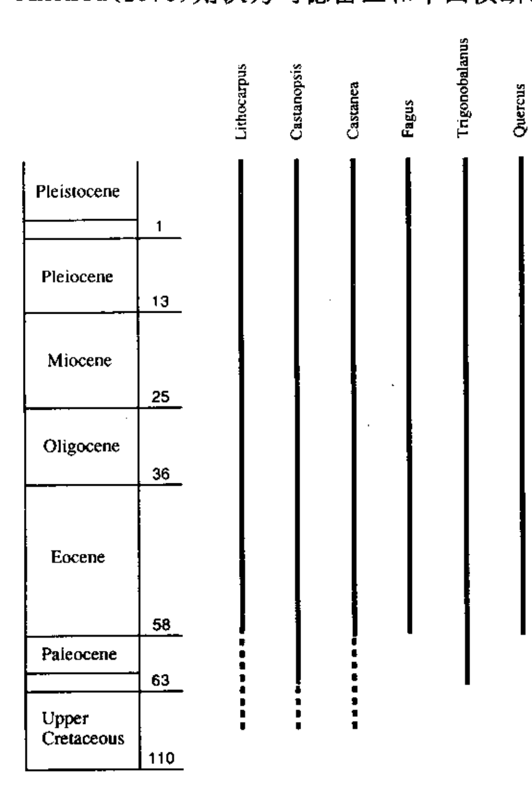


图 7　山毛榉科诸属化石地地层学的分布(实线代表叶和壳斗记录，点线代表栗类三沟粉类型记录)

Fig. 7　Stratigraphic distribution of fossil materials assigned to the genera of the Fagaceae. Solid lines indicate records based on leaves and cupules. Dotted lines indicate records based on Castaneoid Tricolpollenites type. Numbers represent millions of years before the present.

栎属最早而又可靠的叶部印痕化石位于北美内华达州始新世早期地层中(Mac Ginitie，1941)。在美国俄勒冈州始新世中期地层中找到一个化石点，其中不仅有栎属的叶化石，而且还保存有木材、壳斗和果实的化石。花的化石也在始新世-渐新世地层中被发现(Daghlian *et al.*，1983)。在德国东部始新世中期也发现了栎属叶化石 *Q. subhercynica* (Kvacek *et al.*，1989)。在波兰弗罗茨瓦夫(17° E，51°N) 晚中新世地层中也发现了栎属叶、壳斗和果实的化石(Walther *et al.*，1990)。中国抚顺始新世地层中发现的菱形叶栎 *Q. rhombifolia* 是国内发现的可靠的、时代最早的栎属叶化石。此外，从始新世到上新世晚期，我国云南景谷(渐新世)、剑川(中新世)、小龙潭(中-上新世)、洱源(上新世)，西藏希夏邦马(上新世-更新世)，山东临朐(中新世)，山西太谷(上新世)均有栎属叶化石记录(周浙昆，1993)。根据 Soepadmo (1972)记载，日本、韩国、蒙古以及印度(仅限于东北部)第三纪时期均有栎属植物化石记录(图 6，图 7)。

栎粉属 *Quercoidites* 是一个与现存栎属植物十分相近的花粉化石属。该属在晚白垩纪晚期和早第三纪时期曾广布于欧洲，到中新世时仍有栎粉属化石记录。在我国云南、广东、江苏、湖北等的晚白垩纪及江西、辽宁的早第三纪均有栎粉属化石记录。广西西南(宁明，昌墩，上思)上始新统孢粉植物群中，以栎粉属的小亨氏栎粉 *Q. microhenryici* 和小栎粉 *Q. minutus* 含量最为突出(王伟铭，1993)。在我国北部湾东北部，雷州半岛，涠州岛及海南岛北部早第三纪地层中也发现了栎粉属花粉(孙湘君等，1981)。

2.6　水青冈属 Fagus L.　是山毛榉科较特化的属。在欧亚大陆，分布区的北界位于挪威和瑞典南部约(北纬 60°)并向南分布到欧洲地中海沿岸，向东分布到西亚的伊朗。经中亚

间断之后，在中国从西藏东南部、云南东北部、南岭以北到黄河以南地区，向东分布到我国台湾及日本，其分布区的南界在越南北部的沙坝。仅一种 *F. grandifolia* 分布在北美东南部和墨西哥东部(图 5)。该属共 13 种，其中中国 8 种，欧洲、西亚共 1 种，日本 3 种，北美 1 种(Chen Chung-Fu，1992)*。

Muller (1981)认为白垩纪或白垩纪之前的 *Fagus* 属的化石报道都是不可靠的。最早可靠的是加拿大早渐新世的化石种 *F. granulata* (Piel，1971)和欧洲中部渐新世中、晚期的叶片和壳斗化石 (Kvacek *et al.*，1989)。Manchester 和 Crane (1983)也认为水青冈属的化石记录不会早于渐新世。然而在我国抚顺始新世、山东山旺中新世、吉林中新世、江西广昌上新世以及日本第三纪地层中均找到了水青冈属的叶化石(图 5)。山毛榉粉属 *Faguspollenites* Raatz 代表了山毛榉属的古花粉化石属。在我国从晚白垩纪到渐新世，从广东南海县到辽宁盘山均有山毛榉粉属的化石记录。其中以广东和江苏的化石记录最早(白垩纪-早第三纪)。北美中新世地层中曾发现了与 *Fagus* 近缘的化石属 *Pseudofagus* (Smiley *et al.*，1981)和 Fagopsis 属的叶、花序和果实(Manchester *et al.*，1983)。

水青冈属的属内变异很小。台湾学者沈中桴*(1992)对该属进行了专著性研究。共计 13 种，隶属于 2 亚属、3 组。他认为具叶状壳斗附属物，壳斗具长柄是原始性状，*F. engleriana*，*F. sylvatica* subsp. *orientalis* 和 *F. grandifolia* 均有叶状壳斗附属物。类似的壳斗附属物出现在化石种 *Pseudofagus idahoensis* 中，该种分布在北美中新世地层中(Smiely *et al.*，1981)。Tralau (1962)和 Tanai (1974)曾发现类似于 *F. grandifolia* 的化石出现在 *F. sylvatia* 类型之前。前者在第三纪末之前曾广布于亚洲、欧洲和北美洲，而在第三纪末时，该群植物仅残存在北美洲；此外，*F. sylcatica* 和 *F. longipetiolata* 仅仅只分布在欧洲和亚洲，由此认为 *F. grandifolia* 类型是水青冈属的原始类群。

Berry (1923)提出的水青冈属北半球起源的观点已被广泛接受。Hanks 和 Fairbrothes (1976)认为水青冈属起源于中亚的南部，而 Tanai (1974) 报道了更早的化石证据，坚持水青冈属起源于北美。Takhtajan (1982)报道了亚洲晚古新世到渐新世的水青冈化石种，并且认为水青冈属起源于亚洲东南部地区 (Takhtajan，1969)。中国山毛榉 *F. chinensis* 发现于抚顺始新世(中国科学院北京植物研究所等，1978)，也比 *F. granulata* 早。因此，可以确定水青冈属起源于亚洲。

Dryophyllum 是一个化石形态属，原来代表了胡桃科和山毛榉科的化石种的复合群。将胡桃科的类群排除之后，*Dryophyllum* 代表了山毛榉科古老的、已绝灭的化石植物类群。*D. furchinerve* 包括一系列的变型，是山毛榉科的原始类群，它们在古新世时曾广布在欧洲中部地区。在始新世中、晚期，*Dryophyllum* 属植物曾是北美、欧亚大陆西部森林中十分重要的组成成分。*Dryophyllum* 曾被俄罗斯古植物学家 Iljinskaja (1980) 解释为柯属、锥属甚至三棱栎属的祖先类群。

Paleojulacea 是山毛榉科的一个新化石属，仅一种，*P. laxa* Crepet & Nixon，发现于美国田纳西州西部古新世-始新世地层中。对该化石种的雄性柔荑花序的形态学研究发现，该种可能是位于虫媒花的栗亚科和风媒花的水青冈亚科之间的中间类型(Crepet *et al.*，

* Chen Chung-fu (沈中桴) 1992: A monograph of genus *Fagus* Tourn ex L. (Fagaceae) Ph. D. dissertation.

1989)。

山毛榉科属的分布可以归纳为以下分布类型

(一)热带分布类型

1. 热带亚洲与热带中美洲间断分布:
三棱栎属 *Trigonobalanus*

2. 亚洲-北美西部间断分布:
柯属 *Lithocarpus*,锥属 *Castanopsis*。

(二)温带分布类型

3. 欧亚-北美间断分布:
水青冈属 *Fagus*,栗属 *Castanea*.

4. 欧亚-北非-美洲间断分布类型
栎属 *Quercus*.

3 种的分布

3.1 各区种数的比较

山毛榉科植物880种,按照Takhtajan (1978)对于世界植物区系的划分,它们分别属于3个域11个区(表1)。以各区种数多少来排列,它们是:东南亚区283/4*,东亚区261/5,马来西亚区164/4,加勒比区136/2,大西洋-北美区44/3,落基山区38/1,马德雷区37/5,地中海区33/3,印度区29/3,伊朗-土兰区13/3,环北方区12/3。显然,东南亚区在种数上,东亚区在属数上分别居首位。由于柯属和锥属分别有一个种分布在马德雷区,所以该区属的总数超过了东南亚区。东亚区和东南亚区包括了山毛榉科全部6个属,其中绝大多数种类分布在中国长江以南到中南半岛北部的广大地区,向北分布,属种均明显减少。

3.2 各区特有种的比较

山毛榉科880种植物中,地区特有种达到541种(表1),占全部种数的61%(尚不包括美洲栎属的特有种)。以马来西亚区为例,该区共有山毛榉科植物4属164种,其中就有152个特有种(柯属110/100**,锥属34/32,三棱栎属1/1,栎属(青冈亚属)19/19),占该区种数的92%。在百种以上的东南亚和东亚区,特有种分别占该区种数的67%和61%。在马德雷区、加勒比区、大西洋-北美区等美洲和欧洲地区的特有种中,95%以上是栎属植物,带有十分明显的新特有种性质;而马来西亚区、东亚区、东南亚区的多数特有种带有古特有种性质。这些古特有种的形成一方面是大陆漂移,陆地和海域位置变化的结果,如马来西亚区众多的岛屿的形成为特有种的形成提供了外界条件(地理隔离),而东南亚区以及东亚区的一部分则是古老、原始植物群的天然"避难所"。

3.3 山毛榉科植物在中国的分布

中国包括了山毛榉科全部6属共320种,约40个种下等级,这是世界其它任何一个国家都无法相比的。因此,研究山毛榉科植物在中国的分布格局,对于讨论该科植物的起源及散布等一系列问题起着关键性的作用。山毛榉科植物在各省(区)或地区的分布(表2),依种数的多少排列如下:云南(176/6),广西(102/5),广东(91/5),贵州(62/5),四川(61/5),福建(57/6),湖南(55/5),江西(50/5),海南(47/3),湖北(46/5),台湾(46/5),安徽(29/5),浙江(29/5),西藏(25/4),江苏(21/4),河南(15/5),陕西(9/2),甘肃(13/4),西

* 分子代表种数,分母代表属数

** 分子代表总种数,分母代表特有种数

北（包括宁夏、青海和新疆三省区）(11/1)，山西(9/2)，东北（包括吉林、辽宁和黑龙江三省）(8/2)，山东(7/2)，河北(6/2)，内蒙古(4/2)。在我国，云南省的山毛榉科植物无论从属

Table 1　The distribution of the family Fagaceae in various regions

Region (R.)	*Lithocarpus*	*Castanopsis*	*Castanea*	*Fagus*	*Trigonobalanus*	*Quercus*	No. total genus	No. total species	No. endemic speoies
Arctic R.			1	1		10	3	12	
Eastern Asian R.	98(78)*	59(32)	4(4)	11(11)		97(45)	5	269	170
Atlantic North American R.			5(5)	1		38(?)	3	44	5+?
Rocky Mountain R.						38(?)	1	38	?
Mediterranean R.			1	1		31(18)	3	33	18
Irano-Turanian R.			1	1		11(2)	3	13	2
Madrean R.	1(1)	1(1)	1(1)	1		33(?)	5	37	?
Indian R.	7(7)	4(4)				18(2)	3	29	13
Indo-chinese R.	94(78)	70(45)			1(1)	118(37)	4	283	189
Malesian R.	118(108)	34(32)			1(1)	19(19)	4	164	152
Caribbean R.					1(1)	135(?)	2	136	1+?

* The figures in brackets are the numbers of endemic species.

Table 2　The distribution of the family Fagaceae in the provinces (Regions) of China

Province	*Lithocarpus*	*Castanopsis*	*Castanea*	*Fagus*	*Trigonobalanus*	*Quercus* subgen. *Cyclobalanopsis*/ subgen. *Quercus*	No. genus	No. total species
Yunnan	69	43	3	2	1	30/28	6	176
Guizhou	18	19	1	2		12/10	5	62
Xizang	1	5	1			8/7	4	25
Sichuan	17	7	2	5		7/23	5	61
Guangdong	36	20	3	1		23/8	5	91
Hainan	20	13				8/6	3	47
Guangxi	38	27	3	2		24/8	5	102
Hunan	12	14	3	2		14/10	5	55
Hubei	8	10	3	4		10/11	5	46
Henan	1	1	2	1		0/10	5	15
Taiwan	16	9	1	1		12/7	5	46
Fujian	16	14	3	2		8/9	5	57
Zhejiang	4	5	3	2		6/9	5	29
Jiangxi	12	15	3	2		10/8	5	50
Jiangsu	3	1	3			5/9	4	21
Anhui	5	4	3	2		6/9	5	29
Shandong			1			0/5	2	6
Hebei			1			0/6	2	7
Shanxi			1			0/5	2	6
Nei Monggol			1			0/8	2	9
Shaanxi	1		3	2		1/6	4	13
Gausu	1		1	2		1/7	4	12
NW. China						0/11	1	11
NE. China			1			0/7	2	8

数还是从种数都居全国首位;含20种以上的省区均位于长江流域以南地区,而40种以上的省区位于中国的南部、西南部和中部,而中国南部、西南部的云南、广东、海南、贵州和四川是山毛榉科植物最为集中分布的地区。

4 讨 论

4.1 分布区中心

对山毛榉科植物属、种分布的统计结果表明,在亚洲东亚区的南部到东南亚区的北部(即中国西南部、南部到中南半岛北部),不仅包括了山毛榉科的原始属,而且也是种类最为丰富的地区。在这一地区,包括了山毛榉科的原始属和原始种,而且包括了各属中系统演化不同阶段的代表植物;在美洲,以马德雷区和加勒比区(即北美西南到哥伦比亚)种类最为丰富,该区也包括了山毛榉科的6个属,但除了栎属之外,另5个属均只有一个代表种。因此,可以确定东亚区的南部到东南亚区的北部和马来西亚区是山毛榉科植物的多度中心和多样化中心,而马德雷区南部到加勒比区则是该科的次生分布区中心。

4.2 起源的地点

由于缺乏一些关键地区(东南亚区和马来西亚区)的化石证据,山毛榉科植物起源的地点仍然难以确定。Melville (1982) 讨论了山毛榉科的起源以及南水青冈属 *Nothofagus* 和三棱栎属的生物地理学问题,认为南水青冈属是山毛榉科的原始属,该属起源于冈瓦纳古陆。南水青冈属和三棱栎属的现代分布格局不是植物迁移的结果,而是由大陆漂移所致。因为印度(除东北部)和非洲(除北部的阿尔及尔、摩洛哥外)尚未见山毛榉科植物的记录(包括化石记录),因此山毛榉科的冈瓦纳古陆起源说不能被接受。目前大多数学者支持山毛榉科植物劳亚古陆起源说(Raven, 1974; Steenis, 1971; Takhtajan, 1969;吴鲁夫著,仲崇信等译,1944;Schottky, 1912)。在化石证据不足的情况下,可以借助于对现存类群的分析来进一步确定山毛榉科植物起源的地点。在现存6个属中,柯属是最原始的类群(在本文的第一节已作了详细的讨论),该属的绝大多数种类,包括原始的类群和特化的类群,分布在东亚区的南部到东南亚区北部(表1,表2),它们是构成上述地区热带和亚热带硬叶常绿阔叶森林的建群树种。分布在热带地区的山毛榉科植物几乎全年都在生长,因此,它们一年中要发出几次新枝条(flushes)。在亚热带地区,常绿的山毛榉科植物仍可见一年中几次抽出新枝条的现象。分布在北方的山毛榉科植物通常一年中只发一次新枝条,但在美国中部的Nebraska,曾观察到5种落叶栎类植物在湿润的夏季发出的新枝条多达5次 (Kaul, 1984)。如果把落叶栎类的多发枝条解释为返祖现象,那么,多发枝条性状就是山毛榉科植物热带起源的证据之一。栎属是一个在古植物学和生物地理学上研究得比较深入的分类群(周浙昆 1993,1992; Axelrod,1983)。栎属的原始类群青冈亚属 Subgen. *Cyclobalanopsis* 在北半球温带地区尚无记录(包括化石记录)。该亚属的化石分布点与现代分布区基本吻合,主要限于东亚和东南亚的热带和亚热带地区,这至少可以暗示上述地区就是栎属植物的发源地。Axelrod(1983) 认为山毛榉科植物源于热带山地,在晚白垩纪时期,他们已完成了横越大西洋的迁移,并且分化出了现存的山毛榉科诸属植物。通常认为山毛榉科植物是由金缕梅科已绝灭的祖先类群减化形成的,而山毛榉科和桦木科可能有共同的起源。研究结果表明,金缕梅科的原始属种也分布在中国的南部、西南部以及中南

半岛北部（路安民等，1993），因此，可以推测上述地区不仅是金缕梅科植物的起源地，也是山毛榉科和桦木科植物的起源地。如果考虑 Nothofagaceae 的现代分布，它们的共同祖先可能应追溯到南半球冈瓦纳古陆分离之前。

4.3 起源的时间

可靠的大化石资料表明山毛榉科植物在古新世开始出现，在始新世时该科植物最特化的栎属已经出现了。而花粉资料显示在晚白垩纪的桑托期就存在山毛榉科植物的三沟粉。山毛榉科的姐妹群（sister group）南水青冈科的花粉化石出现在晚白垩纪早开普期（Early Campanian），该科植物的花粉外壁具刺，很容易鉴别（Hill *et al.*，1993）。因此山毛榉科植物起源的时间可以确定在晚白垩纪的早期。

4.4 散布的途径

古气候（李克让，1992）和古地质（Raven *et al.*，1974）资料表明，在晚白垩纪早期全球的气候是温暖的。北美陆块还未与欧亚大陆完全分离，非洲与欧亚大陆的部分地区已有接合，南美洲正在向北美洲靠拢，马来西亚区的诸岛还未形成。在始新世时期，欧洲和北美之间仍有陆桥联系（Tiffney，1985）。

在气候和地理条件都十分有利的情况下，山毛榉科植物在其发源地很快就完成了其属的分化过程，然后迅速地向外辐射，并首先扩展到了欧亚大陆及高纬度地区。山毛榉科植物进入美洲主要是经中国→亚洲东北部→白令陆桥→北美，以及经中国西北→西亚→欧洲→格陵兰群岛（还应包括白垩纪晚期-古新世早期大西洋中的若干现已不复存在的岛屿）→北美这两条路线完成的（图 8）。在美国犹他州、蒙大拿州以及阿拉斯加州、欧洲的南部和中部及冰岛发现大量的栎属植物化石，在德国西部以及美国怀俄明州和科曼罗拉多州曾发现了山毛榉科已绝灭的化石形态属 *Dryophyllum* 的化石（Soepadmo，1972）。在欧洲（始新世）发现三棱栎属的化石植物，但北美还未发现该属的化石证据时，Melville（1982）曾断言三棱栎属进入南美只能是大陆漂移的结果，而经白令海峡或格陵兰群岛通过北美进入南美是不可能的。几年之后，在美国东南部的田纳西州（古新世-始新世）找到了古老的三棱栎类的化石植物 Trigonobalanoidea americana（Crepet *et al.*，1989）。吴鲁夫（1944）认为热带植物区系的成分不可能经过东亚-白令陆桥进入美洲，因为两个大陆的这些部分之间没有热带气候条件的存在。北美的始新世热带植物区系是欧洲的同类植物区系的延续。化石证据表明，三棱栎属、柯属和锥属曾分布到了欧洲，它们的绝灭大约在上新世时期（Kvacek *et al.*，1989）；它们在北美洲则有着比现在大得多的分布区范围。等位酶研究资料表明，生长在中国的板栗 *Castanea mollissima* 的 H 值，即基因杂合性平均值（Mean Gene Heterozygosity）最高，而生长在土耳其、意大利的欧洲栗 *C. sativa* 和分布在美国的美洲栗 *C. dentata* 其 H 值逐渐递减（Huang *et al.*，1994；Villani *et al.*，1991a，1991b）。上述资料表明栗属植物起源于中国，并经过小亚细亚、欧洲、格陵兰群岛，迁移到了北美洲。除此之外，柯属叶化石在欧洲发现的年代（古新世）较在北美发现的年代（始新世）早，这更进一步证明了欧亚大陆-格陵兰群岛-美洲迁移路线的成立。而北美的一部分落叶栎类则是在中新世通过白令陆桥自东亚扩散而来（周浙昆，1992）。同样，水青冈属和栗属也是从东亚经白令陆桥进入北美，然后通过大西洋陆桥进入欧洲。南美洲（哥伦比亚）的山毛榉科植物（栎属和三棱栎属各一种）显然是从北美洲经中美洲路线迁移去的

(Crepet *et al.*, 1989)。古孢粉证据表明,它们到达南美的时间大约在更新世(Van Der Hammen *et al.*, 1973)。在山毛榉科植物分化和散布时,至少在新生代古新世之前,马来西亚区的诸岛屿还未形成,由于该区位于欧亚大陆的最南端,气候偏热,所以喜温性的栗属、水青冈属及栎属中的栎亚属植物向该地区的散布受到了限制,这可能是该区没有上述植物类群分布的主要原因,而喜热的柯属、锥属、三棱栎属及栎属中的青冈亚属则在本区得以生存和发展起来。

唯一与上述两条迁移路线相悖的是柯属植物的大化石较早出现在北美洲的事实。这可能有两种解释。第一,北美与世界上其它地区(欧洲除外)相比具有保存这些化石材料的良好条件(包括地质的和气候的条件);第二,则是我们对亚洲的东南部,尤其是中国南部、西南部和中南半岛北部这一关键地区第三纪古植物化石群的研究不够深入。此外,也不排除北美化石材料在鉴定上的问题。

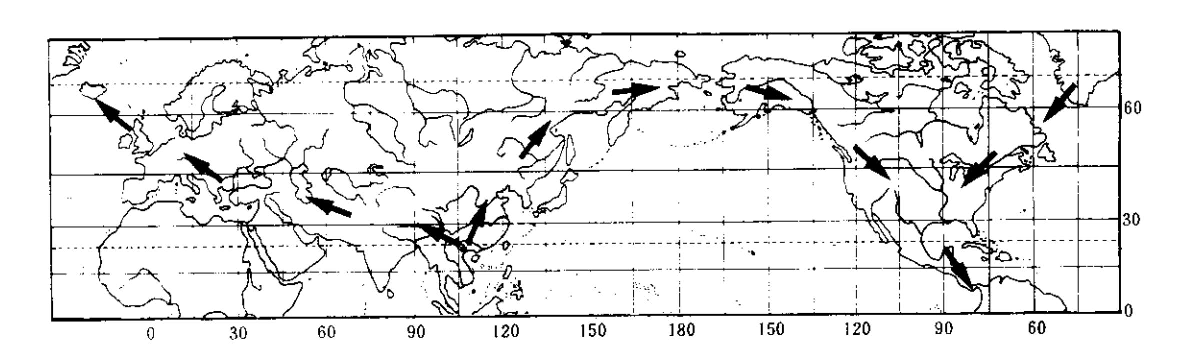


图8 山毛榉植物从起源地到美洲两条可能的迁移路线(实心点表示起源地)
Fig. 8 Two Possible dispersal lines of the fagaceous plants from their birth locality to America (The birth locality shown in solid dot)

4.5 现代分布式样形成的原因

植物现代分布的格局是环境因素(包括地质、气候因素)作用于植物以及植物自身对于环境影响作出反应的综合表现。山毛榉科植物的现代分布区包括4种大的洲际间断分布类型(见属的分布一节)以及许多小的岛屿状间断分布(如我国台湾和海南岛、日本及我国大陆之间的间断分布),而上述间断分布形成的原因可以归结为三个方面的因素。首先是大陆漂移形成的海陆相应位置的变化,这样就造成了大陆与大陆之间,大陆与沿海的岛屿间,以及岛屿与岛屿间的间断分布,这是形成山毛榉科植物4种大的洲际间断分布的主要原因。其次是气候条件的改变,第三纪末期上新世柯属植物在欧洲大陆上的逐渐消亡(Kvacek *et al.* 1989),极有可能是受到当时气候变寒冷的影响。美国加利福尼亚州和俄勒冈州的特殊生境使得喜温热的柯属和锥属各有一种植物能残存下来。冰川对欧亚大陆的影响使得中国秦岭以北到整个欧洲的广大地区中的三棱栎属、柯属以及锥属植物全部绝灭。除此之外,植物自身的生物学特性以及对于不良环境的适应能力也是决定植物的分布区形成的重要原因。山毛榉科植物中的原始类群柯属以及锥属中的大部分种类果实为第二年成熟。雌花当年春天发出,但其大孢子母细胞的形成则在翌年春天,即胚珠的发育推迟了整整一年。生活史周期的延长对于植物的繁衍与发展显然是一种制约因素,这是上

述两属植物的分布区退缩的根本原因，相反，水青冈属、栗属和栎属的绝大部分植物的果实均为当年成熟，尤其是栎属中的栎亚属植物对于不良环境有很强的适应性，在经历了第四纪冰川作用之后，能很快地发展起来，并将分布区向北扩展到欧洲约北纬 60°的寒温带地区。Axelrod (1983) 曾将栎属植物向北迁移解释为植物对于光照因子(长日照)的适应。

4.6 山毛榉科植物属间的演化关系

尽管有化石证据表明在第三纪早期古新世时山毛榉科植物已经分化出两大类群，一群是以美国东南部田纳西州西部发现的化石种 *Castanopsoidea Colubia* 为代表的锥类植物群，另一群是以化石种 *Trigonobalanoidea americana* 为代表的三棱栎类植物群。(Crepet *et al.*, 1989)，而最近的分支系统学研究表明，现存的山毛榉科植物包括四个独立分支的类群，即四个亚科(李建强，未发表资料)。Forman(1966)和 Elias(1971)曾描述山毛榉科祖先为群的基本特征是"三朵雌花排成聚伞花序，果实三棱形，每个果实具三枚壳斗裂瓣"。柯属无疑代表现存山毛榉科植物中的原始类群，在分化过程中，其三枚壳斗裂瓣逐步愈合，在愈合过程中壳斗挤压三棱形果实使成圆柱状而演化出三枚壳斗(每壳斗内一枚果实)聚生的原始类型。锥属和栗属是亲缘关系极近的分类群，每壳斗内具 2 枚内裂瓣的金鳞果是该群植物中的原始类群。三棱栎属植物的壳斗和坚果类型反映出该群植物的原始性，这一点亦为化石证据证实。栎属和水青冈属植物也是直接从山毛榉科祖先类群经减化形成的相对特化的类群。山毛榉科现存的四个亚科植物之间形成了平等演化的系列。

参 考 文 献

中国科学院北京植物研究所，中国科学院南京地质古生物研究所，1978. 中国植物化石第 3 册. 中国新生代植物. 北京：科学出版社

王伟铭，1993. 广西西南上始新统孢粉植物群及其环境意义. 科学通报，**38** (19)：1783～1785

石油化学工业学工部油勘探开发规划研究院，中国科学院南京地质古生物研究所，1978. 渤海沿岸地区早第三纪孢粉. 北京：科学出版社，111～114

孙湘君，孔昭宸，李彭等，1981. 南海北部早第三纪涠洲组孢粉组合. 植物分类学报，**19** (2)：186～194

孙湘君，何月明，1980. 江西古新世孢子花粉研究. 北京：科学出版社，106～107

任宪威，王良民，高润清，1984. 栎属新分类群. 植物研究，**4** (4)：195～199

曲式曾，张文辉，1984. 陕西栎属一新种. 植物研究，**4** (4)：203～205

李克让，1992. 中国气候变化及其影响. 北京：海洋出版社，6～28.

宋之琛，李曼英，钟林，1986. 中国古生物志. 广东三水盆地白垩纪-早第三纪孢粉组合. 北京：科学出版社，80～83

宋之琛，郑亚惠，刘金陵等，1981. 江苏地区白垩纪-第三纪孢粉组合. 北京：地质出版社，116～120

吴鲁夫著，仲崇信等译，1964. 历史植物地理学. 北京：科学出版社

张一勇，詹家桢，1991. 新疆塔里木盆地西部晚白垩纪至早第三纪花粉. 北京：科学出版社，193～195

陈之端，1994. 桦木科植物的系统发育和地理分布. 植物分类学报，**32** (1～2)：1～31，101～153

郑清芳，1991. 福建植物志第 1 卷. (修订本). 福州：福建科学技术出版社，397～416

张永田，黄成就，1988. 壳斗科植物摘录(Ⅰ). 植物分类学报，**26** (2)：111～119

周浙昆，1992. 中国栎属的起源演化及其扩散. 云南植物研究，**14** (3)：227～236

周浙昆，1993. 栎属的历史植物地理学研究. 云南植物研究，**15** (1)：21～33

徐永椿，1983. 西藏植物志. 北京：科学出版社，1：485～500

徐永椿，任宪威，1979. 中国山毛榉科植物新种和新组合. 云南植物研究，**1**：146～148

黄成就，1973. 中国芸香科、壳斗科植物资料. 植物分类学报，**11** (1)：5～10

黄成就，张永田，1982. 中国高等植物图鉴(补编) Ⅰ. 北京：科学出版社，72～132

黄成就，张永田，1986. 壳斗科植物摘录(一). 植物研究，**6** (2)：101～106

黄成就，张永田，1988. 壳斗科植物摘录(三). 广西植物，**8** (1)：1～42

黄成就，张永田，1990．壳斗科植物摘录(四)．广西植物，**10**(1)：1～10

黄成就，张永田，1992．壳斗科植物摘录(五)．广西植物，**12**(1)：1～2

雷奕振，关绍曾，张清如等，1987．长江三峡地区生物地层学（5）白垩纪-第三纪分册，北京：地质出版社

路安民，1982．论胡桃科植物的地理分布．植物分类学报，**20**(3)：258～274

路安民，李建强，陈之端，1993．"低等"金缕梅类植物的起源和散布．植物分类学报，**31**(6)：489～504

Andreansky G, 1966. On the Upper Oligocene flora of Hungary. Stud Biol Hung, **5**: 1～151

Armstrong G J M, Wylire A P, 1965. A new basic chromosome number in the family Fagaceae. Nature, **205**: 1340～1341

Axelrod D I, 1966. The Eocene Copper Basin flora of northeastern Nevada. Univ Calif Publ Geol Sci, **59**: 1～125

Axelrod D I, 1975. Evolution and biography of Madrean-Tethphyan Solerphyll vegetation. Ann Missouri Bot Gard, **63**: 280～334

Axelrod D I, 1983. Biogeography of oaks in the Arcto～Tertiary Provine. Ann Missouri Bot Gard, **70**: 629～657

Barnett E C, 1944. Keys to the species groups of *Quercus*, *Lithocarpus* and *Castanopsis* of eastern Asia, with notes on their distribution. Trans Bot Soc Edinburgh, **34**: 159～204

Berry E W, 1916. Lower Eocene floras of southeastern North America Prof. U S Geol., **1916**: 1～48

Berry E W, 1923. Tree Ancestors. Baltimore: Williams & Wilkins Co

Bones T J, 1979. Atlas of fossil fruit and seeds from North central Oregon. Oregon Mus Sci Industr Pap Nat Sci, **1**: 1～23

Brett D W, 1964. The inflorescence of *Fagus* and *Castanea*, and the evolution of the cupules of the Fagaceae. New Phytol, **63**: 96～118

Brummitt R K, 1992. Vascular Plant Families and Genera. Royal Botanical Gargen, Kew

Camus A, 1929. Eucyclopedie Economique de Sylviculture. Vol 3, Les Chataigniers, Mongraphie du Genre *Castanea* et *Castanopsis*. Paris: Paris: Academie des Sciences

Camus A, 1934～1954. Encyclopedie Economique de Sylviculture. Vol 6～8, les Chenes. Monographie du Genre Quercus (et Lithocarpus), Paris: Academie des Sciences

Chmura C A, 1973. Upper Cretaceous (Campanian-Maestrichtian) angiosperm pollen from the Western San Joaquin Valley, California U S A. Palaeontographica Abt B Palaophytol, **141**: 89～171

Crepet W L, Nixon K C, 1989. Earliest megafossil evidence of Fagaceae: phylogenetic and biogeographic implications. Amer J Bot, **76**(6): 842～855

Crepet W L, Daghlian C P, 1980. Castaneoid inflorescences from the middle Eocene of Tennessee and the diagnostic value of pollen (at the Subfamily Level) in the Fagaceae. Armer J Bot, **67**: 739～757

Daghlian C P, Crepet W L, 1983. Oak catkins leaves and fruits from the Oligocene Catahoula Formation and their evolutlonary significance. Amer J Bot, **70**: 639～649

De Candolle A, 1868. Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis, Cupuliferae. **16**(2). Paris: Victoris Masson & Filii

Elias T S, 1971. The genera of Fagaceae in the southeastern United States. J Arnold Arbor, **52**: 159～195

Forman L L, 1964 a. *Trigonobalanus* a new genus of Fagaceae, with notes on the classification of the family. Kew Bull, **17**: 381～396

Forman L L, 1964 b. *Trigonobalanus*, and its importance in the taxonomy of the Fagaceae. Proc Rey Soc London Ser B Biol Sci, **161**: 48～49

Forman L L, 1966. On the evolution of cupules in the Fagaceae. Kew Bull, **18**: 385～419

Gruas-Cavagnetto C, 1978. Etude palynological de 1' Eocene du Bassin Anglo-Parisien. Mem Soc Geol France, n. s. **56**: 1～64

Hanks S L, Fairbrothers D E, 1976. Palynotaxonomic investigation of *Fagus* L. and *Nothofagus* Bl: light microscopy, scanning electron microscopy and computer analyses. Bot Syst, **1**: 1～142

Hill R S, Gregory J J, 1993. The Evolutionary History of *Nothofagus* (Nothofagaceae). Aust Syst Bot, **6**: 111～126

Hjelmqvist H, 1948. Studies on the floral morphology and phylogeny of the Amentiferae. Bot Not Suppl, **2**: 1～171

Hou D, 1971. Chromosome numbers of *Trigonobalanus verticillata* Forman (Fagaceae). Acta Bot Neerl, **20**: 543～549

Hu H H, Chaney R W, 1940. A Miocene flora from shantung province, China, part I, introduction and systematic considerations. Palaeontos Sin, n. s. A, **1**: 1～83

Huang H W, Dane F, Norton JD, 1994. Allozyme diversity in Chinese, Seguine and American Chestnut (*Castanea* spp.). Theor Appl Genet (in press)

Iljinskaja I A, 1980. K sistematike iskopaemych Fagaceae SSSR (ustanovlennych po lstatkam list'ev i cvetkov i otpecatkam Plodov). In Zilin, S. G. ed.: Sistematika i evoljucija vyssich rastenij. 20～29. - Leningrad: Nauda

Jenkins R M, 1993. The origin of the Fagaceous cupule. Bot Rev, **59**: 81～111

Johnson G P, 1988. Revision of *Castanea* Sect. Balanocastanon (Fagaceae) J Arnold Arbor, **69**: 25～49

Jones J H, 1984. Leaf Architectural and Cuticular Analyses of Extant Fagaceae and Fagaceous Leaves from the Paleogene of Southeastern North America. Ph. D. thesis, Indiana Univ. Bloomington

Jones J H, 1986. Evolution of the Fagaceae: The implications of foliar features. Ann Missouri Bot Gard, **73**: 228～275

Kaul R B, Abbe E C, 1984. Inflorescence architecture and evolution in the Fagaceae. J Arnold Arbor, **65**: 375～401

Kedves M, 1978. Palynological investigations into sediments of the lower paleogene period in *Bulgaria*. Acta Biol, **24**: 23～30

Kuprianova L A, 1962. Palynological data and the Systematics of the Fagales and Uriticales (in Russian). In: Soviet Reports from the First International Palynological Conference. Moscow: U S S R Acad, Sci

Kvacek Z, Walther H, 1987. Revision der mitteleuropaischen tertiaren Fagaceen nach blattepidermalen Charakteristiken 1. Teil-lithocarpus Blume. Reddes Repert, **98** (11～12): 637～652

Kvacek Z, 1989. Paleobotanical Studies in Fagaceae of the European Tertiary. Pl Syst Evol, **162**: 213～229

La Motte R S, 1952. Catalogue of Cenozoic Plants of North America through 1950. New York: Mem Geol Soc Amer, **51**: 105～107, 160～162, 205～206, 285～301

MacGinitie H D, 1941. A Middle Eocene flora from the central Sierra Nevada. Publ Carnegie Inst Wash, **534**: 1～178

Manchester S R, Crane P R, 1983. Attached leaces, inflorescences and fruits of *Fagopsis*, an extinct genus of fagaceous affinity from the Oligocene Florissant Flora of Colorado, U S A Amer J Bot, **70**: 1147～1164

Melchior H, 1964. Reihe Fagales. Pp. 44～51. In: Engler A ed. Syllabus der pflanzenfamilien. 12th ed. vol 2. Berlin

Melville R, 1982. The biogeography of *Nothofagus* and *Trigonobalanus* and the origin of the Fagaceae. Bot Joun Linn Soc, **85**: 75～88

Muller J, 1981. Pollen records of extant angiosperms. Bot Rev, **47**: 1～145

Nixon K C, Crepet W L, 1989. *Trigonobanus* (Fagaceae): taxonomic status and phylogenetic relationships. Amer J Bot, **76** (6): 828～841

Piel K M, 1971. Palynology of Oligocene sediments from central British Columbia. Canad. J Bot, **49**: 1885～1920

Poore A L, 1952. The development of *Nothofagus* seed. Roy Soc New Zealand, **80**: 207～212

Prantl K, 1894. Fagaceae. In: Engler A & Prantl K eds. Die Naturlichen Pflanzenfamilien. Ⅲ Leipzig: Verlag Von Wilhelm Engelmann

Raven P H, Axelrod D I, 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. Ann. Missouri Bot Gard, **61**: 539～673

Saporta G, Marion A F, 1878. Revision de la flore Heersiene de Gelinden. Mem Acad Roy Sci Belgique, **41**: 1～112

Schottky E, 1912. Die Eichen des extratropischen Ostasiens und ihre Pflanzengeographische Bedeutung. Engl Bot Jahrb Bd, **47**. 617～707

Schwarz O. 1936. Entwurf zu einen naturlichen System der Cupuliferen und der Gattung *Quercus* L. Notizbl Bot Gart Berlin-Dahlem, **8**: 1～22

Scoggan H J, 1978. The Flora of Canada. Part, **3**. Ottawa: National Museum of Canada, 597～601

Shimaji K, 1962. Anatomical studies on the phylogenetic interrelationships of the genera in the Fagaceae. Bull Tokyo Univ Forest, **57**: 1～64

Smiley C J, Huggius L M, 1981. *Pseudofagus idahoensis* N. gen. et sp. (Fagaceae) from the Miocene Clarkia Flora of Idaho. Amer J Bot, **68**: 741～761

Soepadmo E, 1972. Fagaceae. Fl. Males. I, **7**: 265～403

Steenis C G G J Van, 1971. *Nothofagus*, key genus of plant geography in time and space, living and fossil, ecology and phylogeny. Blumea, **19**: 65～98

Takhtajan A, 1969. Flowering plants: Origin and Dispersal. Edinburgh: Oliver and Boyd

Takhtajan A. ed 1982. Magnoliophyta Fossilia USSA 2. Nauka, Leningrad (In Russian). Leningrad: Nauka

Tanai T, 1974. Evolutionary trend of the genus *Fagus* around the Northern Pacific Basin. In: Symposium on Origin and Phytogeography of Angiosperms. Birbal Sahni Inst. Paleobot Special Publ, **1**: 62～83

Tiffney B H, 1985. The Eocene North Atlantic Bridge: Cts importance in Tetiary and mordern phytogeography of the northern Hemisphere. J Arnold Arbor, **66**: 243～273

Tralau H, 1962. Die Spättertiären Fagus-Arten Europas. Bot Not, **115**: 147～176

Tutin T G, Heywood V H, 1964. Flora Europaea Vol. I. Cambridge: The University Press, 60～64.

Van Der Hammen, Werner J H, and Van Dommelen H, 1973. Palynological record of the upheaval of the Northern Andes: a study of the pliocene and lower Quaternary of the Colombian Eastern Cordillera and early evolution of its high-Andean biota. Paleogeograph paleochin, **16**: 1～24

Villani F, Benedettelli S, Paciucci M, Cherubini M, Pigliucci M, 1991. Genetic variation and differentiation between natural populations of Chestnut (*Castanea sativa* Mill) from Italy. In: Fineschi F, Malvoti ME, Canata F eds. Biochemical Markers in the Population Genetics of Forest Trees. Hague: SPB Academic Publishing bv, 91～103

Villani F, Pigliucci M, Benedettelli S, Cherubini M, 1991. Genetic differentiation among Turkish Chestnut (*Castanea sativa* Mill.) populations. Heredity, 1991, **86**: 131～136

Walther H, Zastawniak E, 1991. Fagaceae From Sosnica and Malczyce (Near Wroclaw, Poland), a Revision of original materials by Goeppert 1852 and 1855 and a study of new collections. Acta Palaeobot. **31** (1, 2): 153～199

Wolfe J A, 1968. Paleogene biostratigraphy of nonmarine rocks in king county, Washington Profess Pap U S Geol Surv, **571**: 1～33